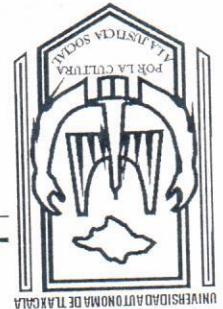


Universidad Autónoma de Tlaxcala

División de Ciencias Biológicas



“Aprendizaje observacional en el colibri oreji-blanco
(Hyocharis leucotis): experimentos en campo”

T e s i s

para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Biológicas

P r e s e n t a

Médico Veterinario Zootecnista

Juan Manuel González García

Comité Tutorial

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

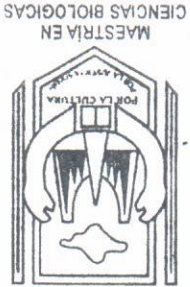
Dra. Robyn Elizabeth Hudson

Dr. Raúl Ortiz Pulido

Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Septiembre 2008

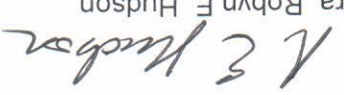



COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

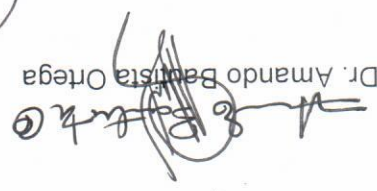
Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que el MVZ. Juan Manuel González García realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: "**Aprendizaje observacional en colibríes (*Hyalocicharis leucotis*): experimentos en campo**".

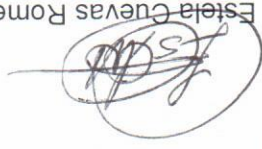
Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

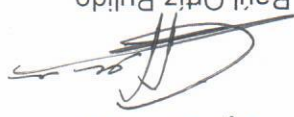
Atentamente
Tlaxcala, Tlax., septiembre 5 de 2008


Dra. Robyn E. Hudson


Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez


Dr. Amando Bautista Ortega


Dra. Estela Cuevas Romero


Dr. Raúl Ortiz Pulido

El proyecto de la presente tesis se realizo bajo la dirección del Dr. Carlos Lara Rodríguez y la co-
dirección de la Dra. Robyn Elizabeth Hudson en las instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología
de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala (Unidad Periférica del Instituto de
Investigaciones Biomédicas, Universidad Autónoma de México) y contó con financiado de
CONACYT (67529 beca número 198763 otorgada al MVZ. Juan Manuel González García para
estudios de maestría.
La tesis fue desarrollada en las instalaciones de la Maestría en Ciencias Biológicas de la
Universidad Autónoma de Tlaxcala, la cual esta registrada en el Programa para el Fortalecimiento
del Postgrado Nacional, Padrón Nacional de Postgrado (PNP).

El hombre es el ayudante y el interprete de la naturaleza. Sólo puede actuar y entender en tanto ha llegado a intuir su ordenamiento bien investigándola u observándola. Más allá de esto él no tiene ni conocimiento ni poder.

Bacon

A los que me trajeron a este maravilloso lugar
A los que inculcaron en mí la inquietud por aprender
A mis consanguíneos
A ti que me compartes tu vida y tus sueños
A los que están en mi memoria
A los que me esperan
Al fantástico colibrí
A ti

INDICE

1. INTRODUCCION..... 1

2. ANTECEDENTES..... 6

3. OBJETIVOS..... 9

3.1. Objetivo general..... 9

3.2. Objetivos especificos..... 9

4. METODOLOGIA..... 10

4.1. Sitio de estudio..... 10

4.2. Especie estudiada..... 10

4.3. Captura y mantenimiento de colibrises..... 11

4.4. Experimento I : Desempeno de expertos y seleccion de modelos..... 11

4.5. Experimento II: Primera fase..... 14

4.6. Experimento II: Segunda fase..... 16

5. ANALISIS ESTADISTICOS..... 17

6. RESULTADOS..... 18

6.1. Individuos inexpertos..... 18

6.2. Individuos observadores..... 23

7. DISCUSION..... 27

8. CONCLUSIONES..... 30

9. PERSPECTIVAS..... 31

10. LITERATURA CITADA..... 32

11. PUBLICACIONES..... 36

RESUMEN

La adopción de nuevos recursos alimenticios puede ser facilitada por la capacidad de aprender a través de la observación de animales alimentándose de ellos. Este comportamiento denominado aprendizaje observacional, aplica a cualquier situación de solución de un problema en el que un animal que ha observado a un individuo experimentado aprende más rápido una conducta, que uno que no lo ha hecho.

Los colibríes consumen néctar de las flores de un gran número de especies de plantas, las cuales son muy diversas en morfología y color. Durante sus movimientos locales o migratorios, los colibríes pueden observar los recursos florales utilizados por coespecíficos y heteroespecíficos, lo cual puede modificar sus preferencias de forrajeo. A pesar de la importancia ecológica de explotar nuevos recursos florales a medida que aparecen en el ambiente, se desconoce si los colibríes pueden utilizar el aprendizaje observacional para realizarlo.

El objetivo de esta investigación fue responder a tres preguntas, utilizando al colibrí oreji-blanco (*Hylocharys leucotis*) como modelo de estudio: 1) ¿Pueden los colibríes en un periodo de exposición de una hora, visitar con mayor frecuencia y con más rapidez un nuevo recurso floral vs un recurso conocido, basándose en la ausencia o presencia de una recompensa? 2) ¿Aprenden los colibríes sin experiencia previa a alimentarse de flores con un nuevo color más rápidamente tras la observación de un modelo? y 3) ¿Es más importante el aprendizaje observacional en nuevos recursos que en recursos previamente conocidos?

El estudio se llevó a cabo de Enero a Diciembre del 2006 y de Enero a Marzo del 2007, en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México. En esta zona, el colibrí oreji-blanco es una especie residente, la cual se alimenta de ocho especies de plantas cuyas flores son particularmente de color rojo, no existiendo recursos florales de colores como el amarillo utilizados por esta especie. Para probar las preguntas planteadas, en una primera prueba se capturaron 20 individuos inexperimentos que fueron introducidos individualmente en jaulas desarmables de campo (41x41x41cm), y fueron enfrentados durante una hora a arreglos florales conformados por ocho flores rojas y ocho flores amarillas. Todas las flores fueron construidas con puntas de micropipetas de 20 µl y las corolas fueron fabricadas con material plástico de color rojo y amarillo. Diez individuos fueron enfrentados a arreglos donde solo las flores rojas tenían néctar y diez individuos enfrentados a arreglos donde solo las amarillas lo

posean. Durante el periodo de observación, se registró el número de visitas, y los tiempos transcurridos entre cada visita. Los individuos que presentaron un alto desempeño (definido como visitas a sólo las flores recompensadas), se seleccionaron como tutores.

En una segunda etapa, 20 individuos (inexpertos) fueron capturados y mantenidos individualmente en jaulas acondicionadas sólo con una percha. Cada jaula fue colocada durante 15 minutos, junto a una jaula conteniendo a un colibrí modelo (experto en visitar flores rojas o amarillas) y un arreglo floral. De esta forma, un individuo inexperto tuvo la posibilidad de observar al modelo visitar las flores recompensadas en un arreglo. Una vez transcurrido el tiempo de observación, se procedió al siguiente tratamiento.

Los individuos que observaron a los modelos (observadores), fueron enfrentados a un arreglo floral recompensado en el mismo color que su modelo. De esta manera, se evaluó a diez individuos con recompensa en las flores rojas y diez recompensados en flores amarillas, siguiendo el mismo protocolo para el registro de los datos que en el experimento I.

Los resultados nos permiten concluir que: 1) Los colibríes inexpertos visitan más rápido y más veces las flores rojas con néctar, que las amarillas con néctar. 2) Cuando colibríes inexpertos descubren la recompensa en las flores amarillas empiezan a visitarlas. 3) Las aves tutoradas aprenden a alimentarse más rápido que los inexpertos, en las flores con néctar de los dos colores, y no visitan las flores que no están recompensadas. 4) El aprendizaje observacional es más importante en nuevos recursos (flores amarillas) que en recursos previamente encontrados (flores rojas).

I. INTRODUCCIÓN.

Los animales varían en la flexibilidad de su comportamiento de forrajeo. Algunas especies pueden consumir alimentos no familiares, mucho más rápido que otras, y de manera oportunista adoptar nuevos tipos de alimentos o técnicas de forrajeo, modificando sus conductas como resultado de las señales ambientales y recompensas a que se enfrentan (Webster y Lefebvre 2001). Adoptar nuevos recursos alimenticios puede ser facilitado por la habilidad para aprender a través de la observación de otros animales alimentándose de esos recursos (Alsthuler y Nunn 2001). Esta conducta, denominada como aprendizaje observacional, ocurre como un resultado de observar, retener y replicar una conducta observada en otros individuos (llamados "modelos" o "tutores" para fines de nuestro estudio), lo cual permite aprender una conducta más rápidamente que animales que no lo han hecho (Davey 1981).

Los animales pueden aprender la solución de un problema observando a otro animal como lo resuelve. Sin embargo, es importante distinguir los diversos modos en que la observación de otro animal puede afectar la conducta. La forma más simple se denomina "facilitación social". Por ejemplo, una gallina a la que se le permite alimentarse de un montón de comida acabará por dejar de hacerlo al saciarse aparentemente. Sin embargo, si se le permite observar a otras gallinas alimentarse, volverá a comer del mismo montón (Turner 1965). En cierto sentido la gallina está imitando a los otros (ejecutando algo a semejanza de otro en el mismo instante en que éste lo realiza), pero no está claro que haya aprendido nada importante por la observación de aquellos, por que ya sabía cómo alimentarse y que había comida disponible. Una inferencia más cauta sería que entre los estímulos para comer figura la visión (o la audición) de congéneres que lo están haciendo.

Una demostración de auténtico aprendizaje observacional requiere por lo menos la constancia de que el animal observador no hubiese respondido, probablemente como lo hizo, de no haber aprendido algo relativamente determinado a partir de la observación del modelo. Pero aun cuando esta condición se satisfaga, no siempre es fácil establecer que es lo que el observador ha aprendido. Por ejemplo, una rata no adiestrada que observa a otra que si lo es, presionar sobre una palanca y obtener así la comida, puede mostrar luego una mayor tendencia a presionar la palanca ella misma cuando se le ofrece la oportunidad. Pero es posible que todo

lo que la rata observadora haya aprendido sea que ciertas partes del aparato son más interesantes que otras (Harre y Lamb 1991). Afortunadamente, hay estudios que han llegado a conclusiones más precisas. En uno de ellos es el propuesto por Darby y Riopelle (1959), quienes enfrentaron a un macaco observador y un macaco modelo (*Macaca mulatta*) a una serie de problemas discriminativos de doble opción. En el experimento, el mono observador miraba cómo al mono modelo se le permitía elegir entre dos opciones (una de las cuales tenía comida como recompensa y la otra no). Inmediatamente después de la elección del mono modelo, el mono observador era enfrentado a la misma prueba. Sus resultados mostraron que los monos son capaces de obtener suficiente información y desempeñarse mejor en la prueba de elección cuando tienen la oportunidad de observar a un modelo. Es decir, en relación a un demostrador (que no tiene experiencia previa en la prueba), los observadores aumentan considerablemente el número de elecciones en las opciones recompensadas y disminuyen drásticamente las elecciones en las opciones sin recompensa. El experimento antes mencionado es una clara evidencia del aprendizaje por observación. Si embargo, es importante notar que el mono observador no reproducía simplemente las acciones del mono modelo, pues habría repetido la opción del modelo cuando era errónea. Al contrario, el mono observador tendía a responder con mayor efectividad cuando el mono modelo había errado, que cuando, por azar, había acertado. Así, se tiene un caso en que el animal observador aprende algo sobre las consecuencias de la acción de otro animal, pero no necesariamente elige reproducir esa acción.

De esta manera, el auténtico aprendizaje observacional se da cuando el observador reproduce las acciones del modelo; eventualmente, incluso, sin tener en cuenta las consecuencias. Esta última condición no es fácil de satisfacer en el estudio de animales, pero hay experimentos que muestran la reproducción de las acciones de un modelo. Dawson y Foss (1965) y Galef *et al.* (1986) adiestraron a varios periquitos australianos (*Melopsittacus undulatus*) para obtener alimento de contenedores tapados; por ejemplo, uno aprendía a abrir la cubierta con el pico, otro con la garra. Los periquitos observadores presenciaban sólo una de estas conductas: cuando se les ponía en la situación de actuar, obtenían el alimento del mismo modo (es decir, con pico o con garra) que el modelo observado.

Un ejemplo celebre de aprendizaje observacional es el de un grupo de monos japoneses que,

aunque vivían en el bosque, obtenían buena parte de su alimento de científicos que los atraían a la playa para estudiar mejor su conducta, dejando en ella montones de batatas y trigo (Tsumori 1967). Aunque a los monos les gustaban estas provisiones, tenían que resignarse a encontrar arena en ellas; hasta que una joven hembra descubrió que la arena podía eliminarse de las batatas frotándolas entre las manos bajo el agua y de un puñado de trigo metiéndolo en un charco, donde el grano flotaba en la superficie mientras que la arena se depositaba en el fondo. A su tiempo, estas nuevas soluciones se difundieron entre todo el grupo; los primeros en adoptarlas fueron la familia y los compañeros inmediatos de la original inventora, mientras que los conservadores machos adultos fueron los últimos en adquirirlas, cabe inferir que se trata de un caso de aprendizaje observacional y no de una serie de descubrimientos independientes debidos al azar.

El aprendizaje observacional requiere de tres componentes y tres condiciones para ser considerado como tal. Los componentes con que debe contar son la presencia (1) de un modelo, (2) un observador ó experto, y (3) un estímulo. Por otro lado, las condiciones requieren que (1) el modelo y el observador deben estar expuestos al mismo estímulo aunque solo el modelo debe estar directamente sometido a él; que (2) el observador no debe emitir ninguna respuesta a las señales del ambiente y debe estar motivado y atento al modelo; y que (3) el observador debe haber ganado independencia del modelo en cuanto a que la respuesta conductual demostrada, es decir que puede ser presentada por él, en ausencia del modelo (Michele 1990).

En las aves, el aprendizaje observacional ha sido documentado para distintas especies. Por ejemplo, los cuervos (*Corvus corax*) usualmente almacenan provisiones en escondites, y para recuperarlos hacen uso de su desarrollada memoria espacial. Sin embargo, se ha demostrado que algunos individuos pueden utilizar estas capacidades de memoria para realizar tácticas de búsqueda e invadir escondites de coespecíficos, a los cuales observaron previamente esconder sus alimentos (Bugnyar y Kortschal 2002). El beneficio de observar coespecíficos y aprender sobre sus recursos alimenticios ha sido reportado en parvadas simples o mixtas de aves. Por ejemplo, May y Reborada (2004) demostraron que el comportamiento de un observador puede estar influenciado por la observación de un modelo en parvadas de cowbirds o vaqueros (*Molothrus* sp.). Sus resultados demostraron que los observadores de un modelo se alimentaron

más rápido que los que no lo observaron. En parvadas mixtas de carbonerillos *Parus major* y *P. palustris*, (Sasvári y Hegyi 1998) encontraron que los individuos de ambas especies presentan ventajas al forrajear (buscar y obtener alimento) en grupos mixtos tales como (1) un bajo riesgo de depredación y (2) una alta eficiencia de forrajeo al observar a sus coespecíficos en los sitios y alimentos en donde forrajean, y como consecuencia, aprender que y donde alimentarse.

Los beneficios del aprendizaje observacional en el forrajeo, no sólo están relacionados con la explotación de nuevos y ricos recursos, sino que pueden dar información sobre los riesgos y costos de consumir determinados tipos de alimentos. En un estudio realizado en el tordo de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*), Mason y Reidinger (1982) demostraron que algunos individuos de esta especie, pueden aprender a evitar la ingesta de alimento que ha sido relacionado con enfermedades y o malestares, y tales preferencias o aversión son consecuencia de observar a otros individuos respondiendo negativamente al consumo de estos alimentos. Asimismo, Fryday y Grieg-Smith (1994) demostraron que los gorriones domésticos (*Passer domesticus*), no consumen alimentos rojos después de observar a otros comer alimento rojo con quinina (alcaloide que se extrae de la quina) que provoca síntomas de enfermedad.

Los ejemplos hasta aquí mencionados, sugieren que la exposición al comportamiento de un modelo incrementa la probabilidad de que el observador desarrolle el mismo comportamiento.

Los colibríes son las aves nectarívoras más especializadas en el Nuevo Mundo (Wolf *et al.* 1976) y dependen exclusivamente del néctar provisto por las plantas que visitan, lo cual los ha llevado en general, a alimentarse de una gran diversidad de ensambles de flores que varían en forma, color y disponibilidad en el ambiente. Su dependencia por un recurso tan variable espacial y temporalmente implica que los colibríes desarrollen respuestas conductuales que les permitan explotar a los recursos conforme son disponibles en el ambiente. El cambio en la disponibilidad del recurso floral implica que los colibríes, a lo largo de su vida, estén continuamente expuestos a cambios en las formas y colores de las flores en que se alimentan, ya sea por el enfrentamiento a nuevas flores mientras realizan vuelos migratorios tanto altitudinales como latitudinales, o a los constantes cambios en las fenologías florales a nivel local que enfrentan los colibríes residentes en un sitio determinado. Se ha sugerido que la

presencia de néctar en diferentes flores puede ser aprendida en dos estados críticos de los colibríes (1) durante la etapa de volación (previa al abandono del nido) y (2) durante el primer ciclo de migración (en especies que lo realizan) (Alsthuler y Nunn 2001). Los colibríes volantes siguen a su madre durante varias semanas antes de dejar el nido y eventualmente aprenden a alimentarse de las mismas flores que ella utilizó (Schuchmann 1999). La forma de aprendizaje por un recurso floral en colibríes volantes es desconocida, pero el aprendizaje observacional es un probable candidato. Por otra parte, los colibríes migratorios están forzados a aprender nuevas flores en cada hábitat de llegada.

Por todo lo mencionado, es un hecho que durante su crianza, migración y residencia, los colibríes pueden estar expuestos a la observación de coespecíficos forrajearo en nuevos recursos florales, y probablemente aprender a utilizar esos mismos recursos. Esta posibilidad se ve reforzada, si consideramos que usualmente sitios con recursos florales abundantes pueden albergar ensamblajes compuestos por varias especies de colibríes, lo cual aumenta la probabilidad de ver a individuos de su misma y otras especies alimentándose de las flores en un sitio determinado (Des Granges 1979, Kodric-Brown y Brown 1978, Lara 2006).

Los animales pueden adquirir comportamientos individualmente o por influencia social. El aprendizaje asociado se refiere al comportamiento adquirido como resultado de la experiencia propia del animal y de las recompensas o castigos recibidos por sus actos. Por otro lado, el aprendizaje social se refiere a la adquisición de comportamientos influenciados por la observación, o por la interacción con otro animal o sus productos (por ejemplo olores o excavaciones) (Galef 1988, Heyes 1994). El aprendizaje social puede beneficiar a un animal (inexperto) permitiéndole aprender lo que otro miembro de su grupo (modelo) ha aprendido (Giraldau 1997). De esta manera, instruirse de coespecíficos, puede proveer a los animales la oportunidad de aprender acerca de su ambiente sin incurrir en costosos errores (Zentall y Galef 1988, Michele 1990). A través de la observación del comportamiento de otros animales, individuos de una gran variedad de especies pueden aprender a acceder a nuevos recursos alimenticios (Nicole 1995, Heyes y Galef 1996, Cholieris y Kavaliers 1999). En una revisión sobre los trabajos publicados, en un periodo de cien años, que han reportado aprendizaje observacional en animales vertebrados, Michele (1990) los clasifica en tres grandes grupos, los que reportan aprendizaje observacional en (1) peces (2 órdenes y 5 familias): *cypriniformes* (*cyprinidae*) y *perciformes* (*percichthyidae*, *haemulidae*, *cichlidae*, *gobiidae*); en (2) mamíferos (7 órdenes y 16 familias): *chiroptera* (*megadermatidae* y *vesperilionidae*), *primates* (*lemuridae*, *cebidae*, *cercopitheciidae*, y *pongidae*), *rodentia* (*sciuridae* y *muridae*), *cetacea* (*dolphinidae*), *carnivore* (*canidae*, *procyonidae*, *mustelidae*, y *felidae*), *perissodactyla* (*equidae*), y *artiodactyla* (*cervidae* y *bovidae*); y (3) en aves (7 órdenes y 16 familias): *anseriformes* (*anatidae*), *falconiformes* (*accipitridae*), *galliformes* (*phasianidae*), *charadriiformes* (*haematopodidae* y *laridae*), *columbiformes* (*columbidae*), *passeriformes* (*tyranidae*, *corvidae*, *turdidae*, *paridae*, *sturnidae*, *icteridae*, *emberizidae*, *ploceidae*, y *fringillidae*) y *psittaciformes* (*psittasidae*).

A pesar de la gran cantidad de grupos animales estudiados, la mayor evidencia sobre el aprendizaje observacional ha sido obtenida a través de estudios realizados en aves. Por ejemplo Ray (1997) y Campbell *et al.* (1998), sometieron a estorninos europeos (*Sturnus vulgaris*) ante un modelo co-específico que quita uno de dos tapones (rojo o negro) de una caja

2. ANTECEDENTES

que contiene alimento, jalando el tapón hacia arriba, con el pico abierto ó empujando el tapón dentro de la caja con el pico cerrado. Sus resultados demostraron que los observadores mostraron significativas tendencias a mover el mismo tapón que su modelo movió y además usaron la misma acción arriba-pico abierto, ó abajo-pico cerrado.

Otros grupos de aves que presentan aprendizaje observacional son las palomas (*Columba livia*) y las codornices (*Coturnix japonica*), (Zentall *et al.* 1996, Kaiser *et al.* 1997, Akis y Zentall 1996, 1999). En estos experimentos el observador es expuesto a un modelo coespecífico que presiona un pedal con el pico (grupo pico) o con la garra (grupo garra) 50 veces y recibe alimento cada vez. Inmediatamente después de la sesión demostrativa, el observador fue enfrentado al pedal, permitiéndole presionarlo al menos 50 veces, siendo recompensado en cada ocasión sin tomar en cuenta si presiono el pedal con el pico o con la pata. En estas circunstancias, tanto palomas (Zentall *et al.* 1996) como codornices (Akis y Zentall 1996) usaron la misma acción que sus modelos, el pico o la pata.

Resulta interesante, que a pesar de que las aves han demostrado ser un modelo de estudio ideal para evaluar el aprendizaje observacional, el grupo de los colibríes ha sido prácticamente inexplorado. Los colibríes (Trochilidae) representan el segundo grupo de aves más diverso en el planeta, compuesto por alrededor de 400 especies sólo por detrás de la familia Tyrannidae (con más de 450 especies), y son animales caracterizados por su gran plasticidad conductual (Johnsgard 1994). A la fecha, sólo un estudio realizado por Alsthuler y Nunn (2001), ha evaluado el aprendizaje observacional en este grupo de aves. Estos autores evaluaron las habilidades de aprendizaje observacional de tres especies migratorias de colibríes (*Archilochus colubris*, *Selasphorus rufus* y *S. platycercus*) en Texas, EUA. Individuos de las tres especies fueron evaluados en presencia o ausencia de un modelo. En dos distintos tratamientos, los colibríes aprendieron a alimentarse de bebederos de una complejidad creciente. Los bebederos en el primer tratamiento tenían fácil acceso al néctar y sólo una punta color roja como señal. Los colibríes enfrentados a este tratamiento visitaron el bebedero independientemente de la presencia o ausencia del modelo, pero los individuos observadores de un modelo visitaron más rápido. Los bebederos en el segundo tratamiento no tenían punta de color, pero se les agregó una corola artificial. Los individuos observadores de un modelo nuevamente aprendieron a

alimentarse más rápidamente. Aun cuando lo encontrado por Alsthuler y Nunn (2001), sugiere aprendizaje observacional, fallas metodológicas afectan sus conclusiones. El diseño experimental llevado a cabo por estos autores, excluyó los componentes y condiciones necesarios para evaluar el aprendizaje observacional, particularmente cuando el modelo y el observador están expuestos al mismo estímulo aunque solo el modelo esta directamente sometido a él. Asimismo, su estudio se centró en especies migratorias, pero es importante evaluar lo que sucede con otras especies de colibríes con distintos tipos de movimientos tal como las residentes, las cuales enfrentan continuos y repentinos cambios en los recursos florales de los que dependen. A este respecto, Alsthuler y Nunn (2001) sugieren que la incidencia de aprendizaje observacional encontrada en su estudio para los colibríes: *Archilochus colubris*, *Selasphorus rufus* y *S. platycercus*, se ajusta a la observación de que los colibríes del norte de América se adaptan bien a los hábitats modificados por humanos. Estos autores manifiestan que en contraste, muchas especies tropicales de colibríes no usan fácilmente bebederos, y manifiestan la necesidad de examinar esta capacidad de aprendizaje en otras especies. Asimismo, resaltan la necesidad de determinar si la sensibilidad a la modificación del hábitat esta relacionada a la neofobia o simplemente a la incapacidad para aprender la explotación de un recurso nuevo.

El objetivo de la presente tesis fue evaluar el aprendizaje observacional en una especie de colibrí *Hylocharis leucotis* residente en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. Para ello, a través de pruebas experimentales de colibríes en campo, buscamos responder (1) si los colibríes pueden cambiar hacia el uso de un nuevo recurso floral (flores amarillas) vs un recurso conocido (flores rojas), basándose en la presencia o ausencia de una recompensa, (2) si los colibríes aprenden a alimentarse de un nuevo recurso más rápidamente con la presencia de un modelo (colibrí con experiencia previa), y (3) si el aprendizaje observacional en colibríes es más importante en recursos nuevos que en versiones modificadas de recursos previamente encontrados.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Determinar si existe aprendizaje observacional en el colibrí *Hylocharis leucotis* con respecto al uso de nuevos recursos florales

3.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

1.- Determinar si los colibríes, en un periodo de exposición de una hora, pueden visitar con mayor frecuencia y con más rapidez un nuevo recurso floral vs un recurso conocido, basándose en la ausencia o presencia de una recompensa
Predicción: Los colibríes, durante este periodo de exposición, utilizarán con menos intensidad y frecuencia el nuevo recurso en comparación con el recurso ya conocido, independientemente de la presencia o ausencia de la recompensa.

2.-Determinar si los colibríes sin experiencia previa aprenden a alimentarse de flores con un nuevo color mas rápidamente tras la observación de un modelo.
Predicción: Los colibríes sin experiencia previa en el nuevo recurso lo utilizarán más rápido al haber observado a un modelo

3.-Determinar si el aprendizaje observacional en colibríes es más importante en recursos nuevos que en recursos previamente encontrados.
Predicción: Tras la observación del modelo los colibríes utilizarán más rápido los recursos conocidos y lo harán menos rápido en los nuevos recursos.

El colibrí *Hylocharis leucotis* (Vieillot), conocido también como chuparlor oreji-blanco, es un colibrí de tamaño y peso medio (entre 9-10 cm y 3.2-3.6 g, respectivamente) con una distintiva línea blanca sobre y detrás del ojo, espalda verde esmeralda, de color blanco con gris en la parte pectoral hasta las garras. Tiene el pico de color rojo en la base y negro en la punta, su cola es larga y cuadrada. Los machos son más grandes que las hembras, presentan en la parte superior de la cabeza y la barbilla un color violeta azulado metálico, la garganta es de color verde metálico. Las hembras son opacas, de color verde en la espalda, gris con blanco en el pecho. Es un colibrí nativo de México, aunque ha ampliado su rango de distribución y usualmente se le puede encontrar desde el sureste de las montañas de Arizona hacia el oeste de la sierra madre oriental y la sierra madre occidental, hasta Guatemala, El Salvador, y Nicaragua. Su distribución comprende zonas templadas con una elevación de 1170 a 3000 msnm, anidando a una altura de 2250 a 3300 msnm principalmente en robles (*Quercus nitens* y *Q. reticulata*). Moore (1939) declara que esta especie es la más común en las montañas del noreste de México sobre los 1500 metros. Es una especie dominante en relación con otras de su familia, manteniendo el control de su recurso floral preferido contra especies de colibrí más grandes como el colibrí magnífico (*Eugenes fulgens*) y el colibrí garganta azul (*Lampornis*

4.2. Especie estudiada

El presente estudio fue realizado de Enero a Diciembre del 2006 y de Enero a Marzo del 2007, en zonas alejadas a la Estación Científica La Malinche, ubicada en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala (19°6'N, 19°20'W; en un gradiente altitudinal entre los 2,700 y 3200 msnm). La vegetación en esta área natural protegida (45,711 ha) se encuentra compuesta principalmente por bosques de pino, encino y oyamel, y está localizada a 80 km de la ciudad de Tlaxcala, Tlaxcala. La precipitación media anual es de 800 mm y la temperatura media anual es de 15°C. El clima es templado y húmedo la mayor parte del año, con una temporada seca y fría de Octubre a Marzo. La vegetación es prístina y dominada por *Pinus montezumae*, *Pseudotsugus*, *Abies religiosa* (Pinaceae), *Quercus laurina*, y *Q. crassipe* (Fagaceae).

4.1. Sitio de estudio

4. METODOLOGÍA

Para evaluar el forrajeo de colibríes enfrentados por primera vez a nuestros arreglos florales (nuevo recurso), 20 colibríes fueron sometidos al siguiente experimento (10 colibríes enfrentados en arreglos donde las flores rojas tuvieron recompensa, y 10 colibríes donde las

4.4. Experimento I: Desempeño de expertos y selección de modelos

Para evaluar el forrajeo de colibríes enfrentados por primera vez a nuestros arreglos florales (nuevo recurso), 20 colibríes fueron sometidos al siguiente experimento (10 colibríes enfrentados en arreglos donde las flores rojas tuvieron recompensa, y 10 colibríes donde las flores rojas fueron sometidos al siguiente experimento) (10 colibríes enfrentados en arreglos donde las flores rojas tuvieron recompensa, y 10 colibríes donde las flores rojas fueron sometidos al siguiente experimento). Los individuos restantes fueron evaluados en arreglos donde las flores amarillas presentaron la recompensa.

Para evaluar el aprendizaje observacional en colibríes, 40 individuos de la especie *Hylocharis leucotis* fueron capturados de Enero a Diciembre del 2006 y de Enero a Marzo del 2007. Las capturas se realizaron utilizando de 8 a 10 redes de niebla, ubicadas en los parches en floración de las plantas presentes a lo largo del estudio. Todos los experimentos a continuación descritos fueron realizados en los sitios de captura de 0800-1500 h, y los colibríes utilizados fueron mantenidos y evaluados en jaulas desarmables de campo (41 x 41 x 41 cm. Figura 1a). Para los experimentos se utilizaron arreglos con flores artificiales construidas con puntas de micro pipetas de 5 cm (simulando el tubo floral) y corolas de plástico (Figura 1b). Cada arreglo estuvo compuesto por 8 flores equidistantes, cuatro rojas y cuatro amarillas (Figura 1c). En la mitad de los experimentos realizados durante el estudio, los colibríes fueron evaluados en arreglos donde las flores rojas presentaron 200 µl solución de azúcar al 20 % en peso (200 gr de azúcar por cada litro de agua), simulando el néctar floral (cantidad excesiva para evitar que los colibríes vaciaran las flores durante una hora y evitaran regresar a ellas). Los individuos restantes fueron evaluados en arreglos donde las flores amarillas presentaron la recompensa.

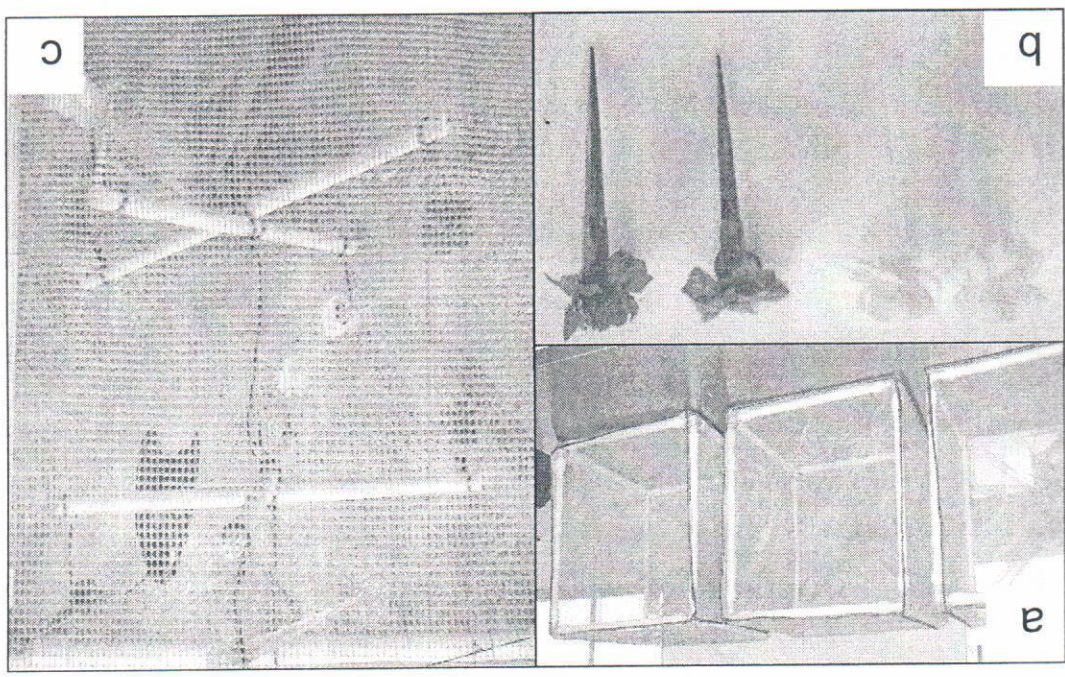
4.3. Captura y mantenimiento de colibríes

En el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, *Hylocharis leucotis* es un colibrí residente todo el año, territorial y que usualmente defiende parches de flores de la especie *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) así como *Salvia elegans* (Lamiaceae), aunque se alimenta de las 8 especies de plantas ahora registradas como visitadas por colibríes en la zona; su mayor abundancia se registra en los meses de Julio, Agosto y Septiembre (Lara 2006). Siete de las especies de plantas visitadas por los colibríes en la zona presentan flores de color rojo-magenta, y sólo una tiene flores de color azul (Lara 2006).

floras amarillas lo presentaron). Los arreglos florales fueron introducidos de forma individual a cada jaula desarmable. Las observaciones fueron realizadas conforme a la captura y disponibilidad de colibríes, siendo posibles las observaciones simultáneas de individuos durante el estudio. En una prueba típica del experimento, un colibrí recién capturado fue introducido a una jaula a forrajear en el arreglo floral. A cada colibrí introducido se le dieron 10 minutos como tiempo de adaptación a las condiciones de cautiverio, si durante este periodo el individuo mostraba conductas como el revoloteo y golpeteo constante a las paredes de la jaula y no se percha en el arreglo, entonces el individuo era liberado (5% de las 50 capturas de colibríes realizadas fueron individuos que no respondieron el tratamiento y fueron liberados, se presume que la falta de respuesta fue por condiciones climáticas como el frío o la lluvia). Por el contrario, si el colibrí utilizó el arreglo como percha después de cada revoloteo, se consideró como criterio para poder iniciar la evaluación. Después de este periodo de adaptación cada colibrí fue observado durante una hora registrando (1) el número de flores visitadas de ambos colores y (2) el tiempo de arribo a cada flor. Al final de este periodo de observación el colibrí fue marcado con una incisión en la 5ta pluma rectris y posteriormente liberado.

De los individuos evaluados en cada día de observación, aquellos que mostraron un elevado número de visitas a las flores recompensadas y pocos errores (visitas al color sin recompensa), fueron mantenidos hasta que sus visitas sólo se centraron en las primeras. Estos individuos fueron seleccionados para su utilización durante ese día como modelos o tutores en el siguiente experimento. Ningún colibrí modelo fue mantenido en cautiverio más allá del periodo de observaciones en cada día.

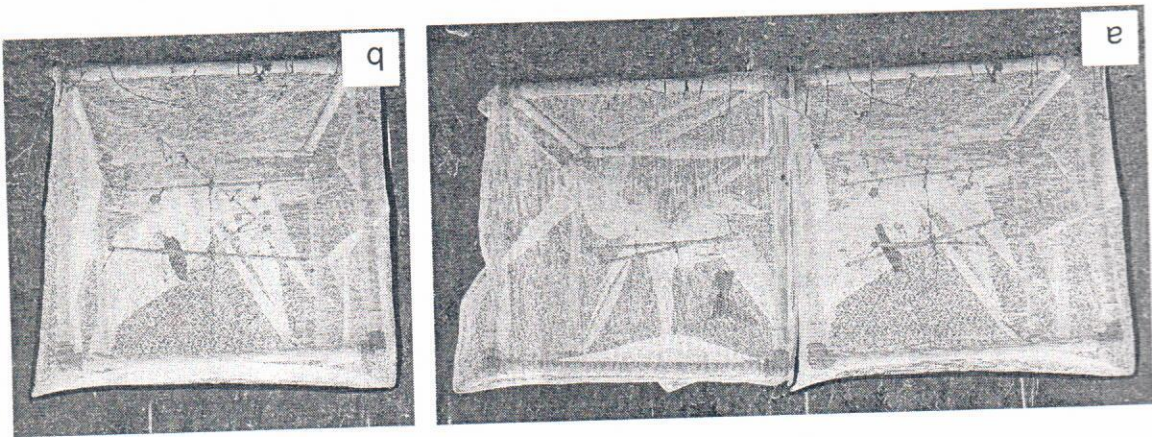
Figura 1. Fotografías mostrando (a) las jaulas utilizadas para los experimentos, (b) las flores artificiales con las que se construyeron los arreglos florales, y (c) a un individuo de *Hylcocharis leucotis* dentro de la jaula y perchado sobre el arreglo.



4.5. *Experimento II. Primera fase: Inexperto que observa a modelo*

Durante este experimento se llevaron a cabo dos fases. La primera fase consistió en introducir en una jaula a un colibrí recién capturado (inexperto). En esta jaula sólo se colocó una percha. Si en un plazo de 10 minutos el colibrí no la utilizó, fue liberado y otro individuo fue evaluado. Al percharse el individuo (descubrir la percha), se colocó junto a su jaula, una jaula conteniendo a un individuo modelo, cuyo arreglo floral fue nuevamente recompensado con la solución de azúcar (Figura 2a). Durante esta primera fase de 15 minutos se permitió al colibrí inexperto tener contacto visual, pero no físico, con el colibrí modelo mientras visitaba el arreglo floral. Después de este periodo de tiempo se dio inicio con la segunda fase del experimento (ver Figura 2b). Durante el estudio tanto modelos como observadores se comportaron sin agresiones ni distracciones mientras sus jaulas estuvieron juntas, y usualmente el colibrí modelo forrajaba en las flores recompensadas y los colibríes observadores realizaban pequeños vuelos para luego percharse.

Figura 2. Fotografías mostrando (a) el tratamiento en el que la jaula de un colibrí inexperto es colocada junto a la de un colibrí modelo, y (b) la introducción de un arreglo floral a la jaula del individuo observador después de este tratamiento para evaluar aprendizaje observacional.



4.6. Experimento II. Segunda fase: Evaluando al observador

En la segunda fase de este experimento, la jaula del colibrí modelo fue retirada del sitio y se introdujo, a la jaula del individuo inexperto, un arreglo floral con recompensa en el mismo color que forrajeara el modelo. Inmediatamente después de realizado esto, se llevó a cabo el registro durante una hora de las variables descritas en el experimento I. Al finalizar cada observación los individuos fueron marcados y liberados para evitar la re-utilización de ellos.

5. ANALISIS ESTADÍSTICOS

Para respondernos si los colibríes pueden cambiar hacia el uso de flores de un color nuevo vs un color conocido, basándose en la ausencia o presencia de una recompensa, evaluamos diferencias en el número de visitas en cada uno de los arreglos florales utilizados (arreglo 1: flores rojas con néctar y flores amarillas sin néctar, arreglo 2: flores rojas sin néctar, arreglo 3: flores amarillas con néctar), a través de pruebas de chi-cuadrada (Zar 1999). La variación en el desempeño o número de visitas (acertadas y errores) en los distintos arreglos florales con ausencia y presencia de modelo, fueron analizadas a través de pruebas no-paramétricas para medidas independientes de U de Mann-Whitney (Zar 1999).

Se utilizó análisis de sobrevivencia (Muenchow 1986) para evaluar las visitas de colibríes debido a que los periodos de observación fueron muy cortos para que todos los posibles eventos ocurran. Para estos datos, el tiempo actual de ocurrencia no es conocido, solamente una mínima longitud de tiempo durante el cual los eventos no ocurrieron (datos censurados). Si un evento ocurrió para un tipo de arreglo dado, entonces se vuelve un evento no censurado, y si nunca ocurrió, se vuelve dato censurado. Usamos el método no-paramétrico Kaplan-Meier product-limit para el análisis de la probabilidad de que un colibrí no haya visitado una flor 60 minutos después de iniciada la observación, y el estadístico logrank (Mantel-Cox) se usó para probar diferencias en las visitas realizadas por tipo de arreglo, y con la ausencia o presencia de un modelo.

Todos los análisis estadísticos se realizaron a través de los paquetes estadísticos StatView y SuperANOVA (Abacus Concepts 1989, 1999).

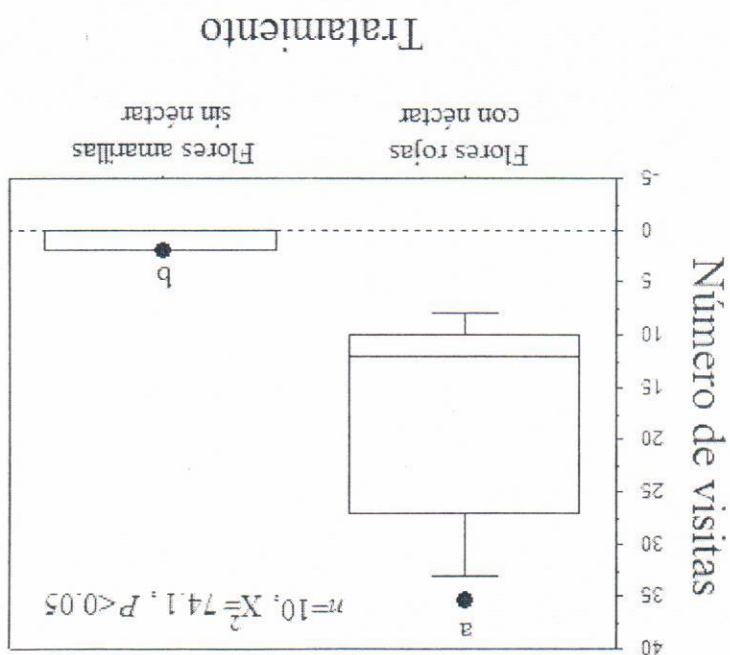
6. RESULTADOS

6.1. *Individuos inexpertos*

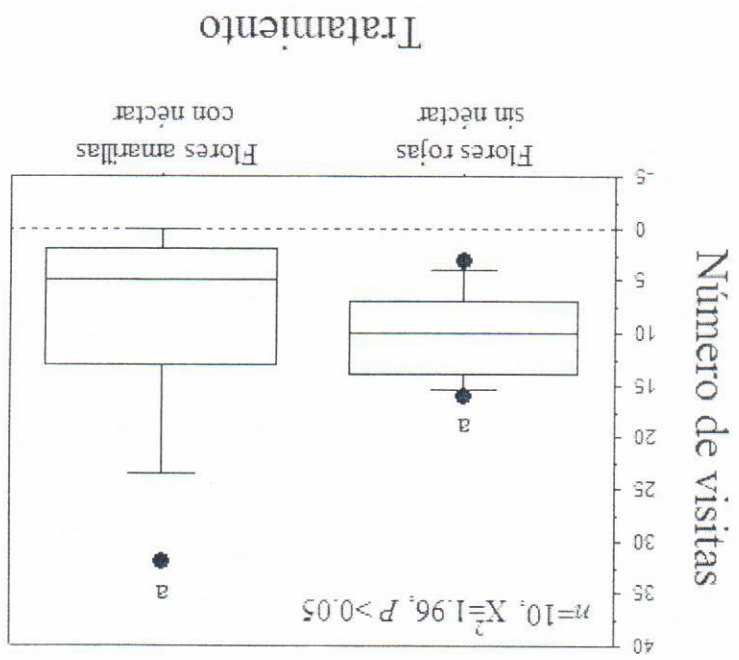
Cuando los individuos inexpertos fueron presentados ante el arreglo compuesto por flores rojas con recompensa y amarillas sin recompensa, realizaron un mayor número de visitas en las primeras ($\chi^2 = 74.06, P < 0.05$; Gráfica 1). Sin embargo en el arreglo compuesto por flores amarillas con recompensa y flores rojas sin recompensa, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 1.95, P > 0.05$; Gráfica 2). Todos los individuos parecieron preferir flores específicas mientras forrajaban, y la mayoría centro sus visitas a un grupo determinado de ellas y no a todo el arreglo. Asimismo el néctar presente en las flores después de los tratamientos fue mínimo, lo que sugiere que la duración de la prueba fue correcta y no fue afectada por la falta de néctar en las flores del arreglo. Los resultados encontrados en este primer experimento, muestran que los colibríes tienen una tendencia por visitar las flores de color rojo (es el color floral al que están expuestos en la Malinche), más aun si la señal visual se ve reforzada por la presencia de néctar. Sin embargo, los datos indican también que pueden cambiar hacia el uso de un nuevo color floral (amarillo) con recompensa de néctar, si las flores rojas no lo presentan.

El análisis de los tiempos de llegada de colibríes a flores de ambos arreglos indican que cuando los individuos son enfrentados a flores rojas con recompensa y amarillas sin ella, la probabilidad de visita es mayor en las primeras (Logrank-Mantel Cox: $\chi^2 = 4.31, g.l. = 1, P = 0.037$; Gráfica 3). Asimismo, cuando los colibríes fueron enfrentados ante arreglos con flores rojas sin recompensa y amarillas con ella, la probabilidad de visita fue la misma para ambos tipos de flores (Logrank-Mantel Cox: $\chi^2 = 0.135, g.l. = 1, P = 0.713$; Gráfica 4).

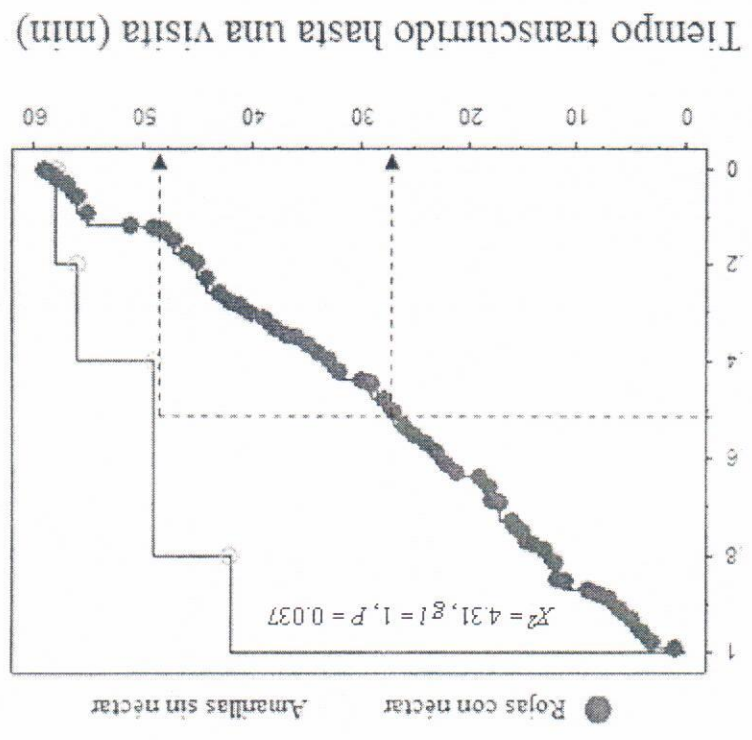
Gráfica 1. Número de visitas registradas durante una hora de observación, en colibríes expertos expuestos las flores rojas con néctar y amarillas sin néctar. Los valores presentados muestran la mediana, el primer y tercer cuartil y el rango. Los círculos negros representan los puntos extremos o "outliers". Letras distintas denotan diferencias significativas.



Gráfica 2. Número de visitas registradas durante una hora de observación, en colibríes expertos expuestos a flores rojas sin néctar y amarillas con néctar. Los valores presentados muestran la mediana, el primer y tercer cuartil y el rango. Los círculos negros representan los puntos extremos o "outliers". Letras iguales denotan que no hay diferencias significativas.



Probabilidad de visita

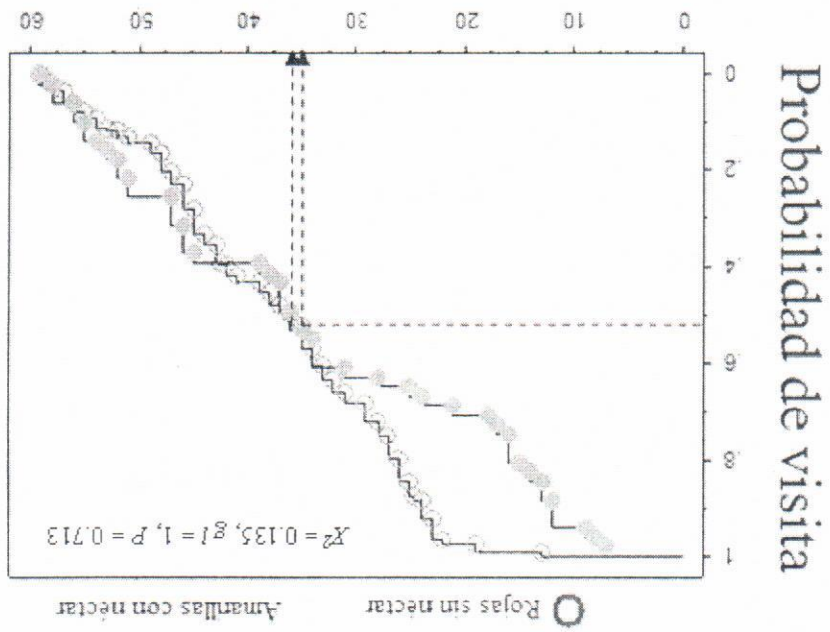


Gráfica 3. Probabilidad de visita de colibríes inexpertos forrajeando en flores rojas con néctar y amarillas sin néctar durante una hora.

amarillas con néctar durante una hora.

Gráfica 4. Probabilidad de visita de colibríes inexpertos forrajearo en flores rojas sin néctar y

Tiempo transcurrido hasta una visita (min)



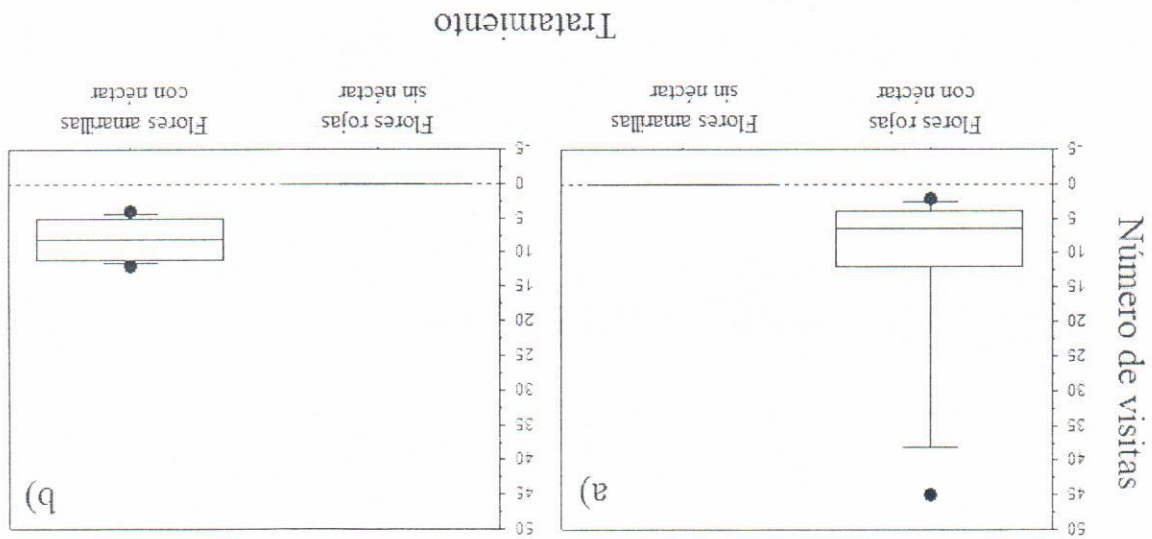
6.2. Individuos observadores

Los individuos previamente sometidos a la observación del forrajeo de un modelo, y posteriormente enfrentados en forma solitaria a los arreglos compuestos por flores rojas con recompensa y amarillas sin recompensa, solo visitan a las primeras (Gráfica 5a). Asimismo, los individuos observadores sometidos al arreglo de flores amarillas con recompensa y flores rojas sin ella, realizaron visitas solo a las flores con néctar (Gráfica 5b). Debido a estos resultados no se requirió la utilización de análisis estadísticos.

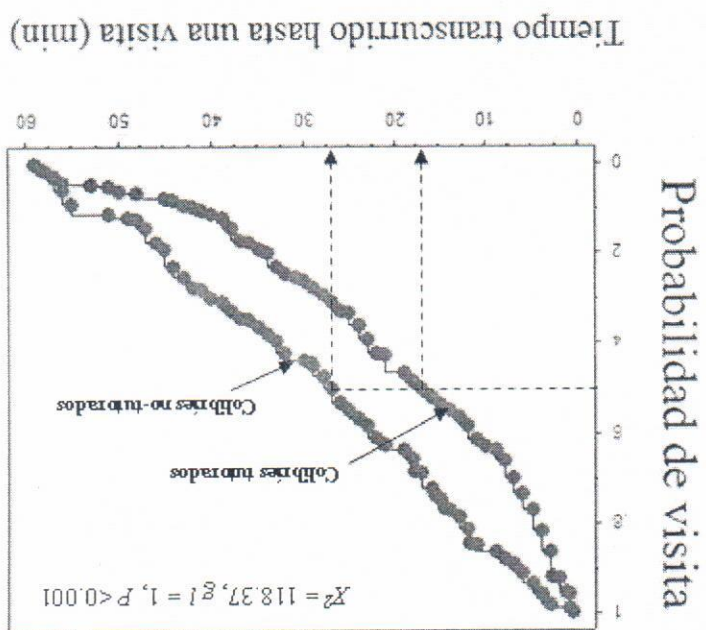
Los resultados obtenidos demuestran que los colibríes expuestos a individuos forrajeados un determinado tipo de flor, pueden posteriormente sesgar sus visitas a esos recursos cuando son enfrentados a ellos. Asimismo, demuestra que durante una hora de exposición a los distintos tipos florales, los colibríes alumnos (que observaron al tutor), no visitan el color opuesto al que visitaron los tutores.

Debido a que los colibríes tutores no realizaron visitas en las flores no recompensadas de ambos colores, el análisis de los tiempos de llegada se realizó comparando entre los tiempos obtenidos para los colibríes inexpertos y los tutores (el análisis de sobrevivencia permite el uso de datos independientes). De esta forma, el análisis demostró que cuando los individuos previamente observaron a un tutor visitando las flores del color recompensado, y después son enfrentados a los mismos arreglos, realizan sus visitas más rápido a esas flores que los individuos inexpertos utilizados en los primeros experimentos (Flores rojas: Logrank-Mantel Cox: $X^2 = 118.37$, g.l. = 1, $P < 0.001$; Flores amarillas: Logrank-Mantel Cox: $X^2 = 12.01$, g.l. = 1, $P = 0.04$; Gráfica 6 y 7 respectivamente).

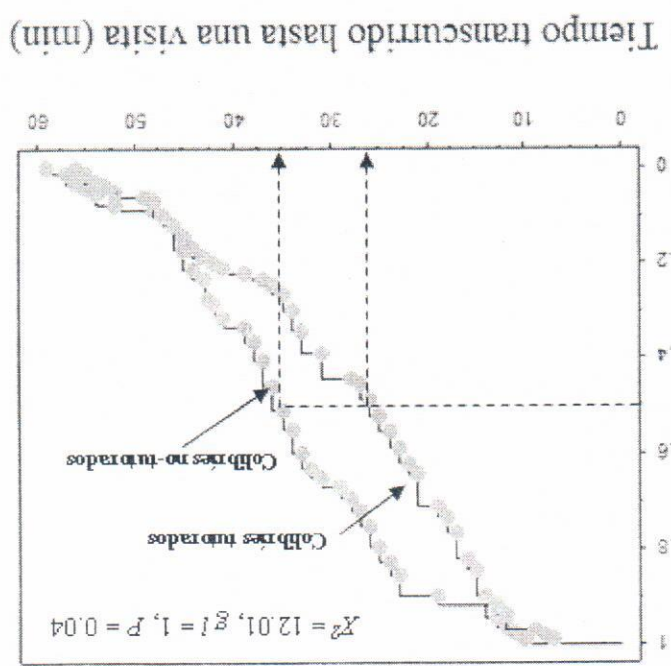
Gráfica 5. Número de visitas registradas durante una hora de observación, en colibríes previamente tutorados y expuestos a flores donde las flores rojas (a) y las amarillas (b) presentaron recompensa. Los valores presentados muestran la mediana, el primer y tercer cuartil y el rango. Los círculos negros representan los puntos extremos o "outliers"



Gráfica 6. Comparación de la probabilidad de visita de colibríes inexpertos (no-tutorados) y tutorados forrajear en flores rojas con néctar durante una hora.



Probabilidad de visita



Gráfica 7. Comparación de la probabilidad de visita de colibríes inexpertos (no tutorados) y tutorados forrajear en flores amarillas con néctar durante una hora.

7. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en nuestro estudio, han demostrado que los colibríes de la especie *Hylachotis leucotis* son capaces de aprender a usar más rápido los recursos florales que ofrecen recompensa, independientemente del color de la flor, basándose en la observación de coespecíficos forrajando en ellos. Asimismo, nuestros datos sugieren que este aprendizaje por observación favorece la rapidez con la que un colibrí de esta especie explota un nuevo recurso. Debido a que los colibríes aprendieron a alimentarse de una fuente de recurso (flor artificial) más rápido en presencia de un modelo, podemos concluir que los colibríes de esta especie usan el aprendizaje observacional. En el experimento 1, los colibríes fueron capaces de asociar las flores artificiales, independientemente de su color, con una fuente de néctar. Sin embargo, en el experimento 2, demostramos que esta asociación se presenta más rápido si modelos coespecíficos son presentados. Así, nuestros resultados sugieren que los colibríes de esta especie pueden utilizar, al menos a coespecíficos, para aprender a utilizar nuevos recursos florales.

Los animales que aprenden rápido y en un contexto social, pueden adaptarse más fácilmente a los ambientes cambiantes. Una comparación entre periquitos australianos (*Melopsittacus undulatus*) domesticados y silvestres, encontró que los domesticados aprendieron más rápido de coespecíficos modelos que los periquitos silvestres (Dawson y Foss 1965). La indecisión o rechazo a alimentarse de fuentes de alimento no familiares (neofobia) es más común entre aves con conductas de forrajeo especialista que generalista (Greenberg 1984). Las especies de aves con neofobia además no se adaptan bien a la modificación humana del hábitat en comparación con especies que tienen tendencia a explorar nuevos recursos (Greenberg 1989). Por ejemplo, especies urbanas y con tendencia curiosa tales como los carbonerillos (*Parus major*) y las palomas (*Columba livia*) son más probables de exhibir aprendizaje observacional que especies con hábitats especializados tales como los gorriones verdes (*Chloris chloris*), los blue tits (*P.*

caeruleus), y los marsh tits (*P. palustris*) (Klopper 1961, Sasvári 1979, Lefebvre *et al.* 1997). A este respecto, Alsthuier y Nunn (2001) sugieren que la incidencia de aprendizaje observacional encontrado en su estudio para el colibrí cola-ancha (*S. platycercus*), el colibrí colirrufo (*Selasphorus rufus*), y el colibrí garganta rubí (*Archilochus colubris*), se ajusta a la observación de que los colibríes del norte de América se adaptan bien a los hábitats modificados por humanos. Estos autores manifiestan que en contraste, muchas especies tropicales de colibríes no usan fácilmente bebederos, y manifiestan la necesidad de examinar esta capacidad de aprendizaje en otras especies. Asimismo, resaltan la necesidad de determinar si la sensibilidad a la modificación del hábitat esta relacionada a la neofobia o simplemente a la incapacidad para aprender la explotación de un recurso nuevo. En este sentido, nuestro estudio arroja información relevante y novedosa, pues sugiere que los colibríes de zonas sin altos grados de perturbación también pueden desarrollar el aprendizaje por observación de coespecíficos.

Los predictores del uso del aprendizaje observacional incluyen la estructura social y la conducta territorial de las especies en cuestión. Una comparación entre grupos territoriales y grupos que no lo son, de palomas del género Zenaida (*Zenaida aurita*) reveló que las palomas territoriales aprenden más rápidamente de heteroespecíficos modelo, mientras que las que no lo son aprenden primariamente de coespecíficos (Dolman *et al.* 1996). Las palomas de la población Zenaida que experimentan tanto la defensa territorial como el forrajeo en grupo, pueden aprender fácilmente de coespecíficos y heteroespecíficos (Carlter y Lefebvre 1997). En nuestro estudio, tanto los colibríes expertos como los tutores por un modelo, aprendieron a utilizar las flores artificiales rojas. Esta preferencia mostrada por visitar flores artificiales de color rojo, puede deberse a la presencia de una flora a nivel local en su mayoría de color rojo (7 de las 8 especies registradas en La Malinche; Lara 2006). Sin embargo los colibríes tutores aprendieron a utilizar las flores amarillas cuando presentaban recompensa, sugiriendo que la habilidad de aprendizaje es más crítica para recursos nuevos. Aprender a alimentarse de una versión modificada de recursos previamente encontrados ha sido además previamente probada en tres especies de colibríes migratorios (*Archilochus colubris*, *Selasphorus rufus* y *S. platycercus*) utilizando bebederos modificados (Alsthuier y Nunn 2001);

así como en tres especies de parulidos (*Parus* spp.) con un resultados similar: las aves aprenden más rápido cuando ellas han sido previamente expuestas a la solución de un problema (visita en el nuevo recurso) por el modelo o tutor (Sasvári 1985). Los colibríes en nuestro estudio aprendieron a forrajear de las flores amarillas más rápido y sin errores (ninguna visita a las flores rojas del arreglo) cuando fueron tutorados por un modelo. La conducta se manifestó después de remover al modelo, indicando que los colibríes usaron aprendizaje observacional opuesto a la facilitación social (hacer lo que los otros hacen).

La capacidad de aprendizaje observacional registrada en nuestro estudio y los resultados obtenidos por el trabajo de Alsthuler y Nunn (2001), sugieren que los posibles beneficios de usar aprendizaje observacional para los colibríes pueden incluir: (1) que los volantes pueden aprender más fácilmente a utilizar recursos alimenticios observando a sus madres; (2) que los colibríes migratorios y residentes pueden más fácilmente aprender recursos nuevos en los ambientes cambiantes y poco predecibles en que se desarrollan; y (3) que la habilidad para encontrar recursos en hábitats nuevos tales como los modificados por la acción humana, puede ser mejorada. La habilidad de aprendizaje y la concordante plasticidad en el uso del hábitat de algunos colibríes pueden explicar su éxito de supervivencia a pesar de la pérdida de su hábitat natural.

Nuestro trabajo presenta una falla metodológica en el experimento 2 ya que no evaluamos el desempeño del modelo durante el tiempo en el que este era observado, existiendo la posibilidad de que algunos expertos observaran a un modelo realizando mayor número de visitas y otros observarían un modelo con menor número de visitas durante la prueba de observación de modelos. Estudios futuros deben enfocarse en evaluar estas capacidades en un mayor número de especies de colibríes y deben considerar la posible variabilidad en el desempeño de los tutores.

CONCLUSIONES

Basados en los resultados obtenidos podemos concluir:

1. Los colibríes de la especie estudiada (*Hyalocharris leucotis*) pueden utilizar el aprendizaje observacional para forrajear.
2. El aprendizaje observacional es más relevante para recursos nuevos (tales como las flores amarillas utilizadas en el estudio), que para los recursos previamente utilizados (flores artificiales rojas).
3. Colibríes de la especie estudiada (*Hyalocharris leucotis*) tutorados por un modelo, aprenden a utilizar más rápido, con mayor intensidad, y sin errores (no hay visitas a las flores sin recompensa) a los recursos florales, que los colibríes que no lo fueron.
4. Que otras especies de colibríes que no realizan migraciones altitudinales (como *A. colubris*, *S. rufus* y *S. platycercus*) y que no presentan distribución Neártica, tal como *H. leucotis*, pueden presentar aprendizaje observacional.

PERSPECTIVAS

Para darle continuidad a este trabajo se sugieren las siguientes consideraciones: (1) diseñar experimentos que permitan evaluar el tiempo que permanece lo aprendido a través de la observación por los colibríes, para conocer la capacidad de memoria y retención de *Hylocharis leucotis* con respecto al uso de nuevos recursos; (2) determinar si otras especies de colibríes utilizan el aprendizaje observacional como herramienta para explorar nuevos recursos; (3) estudiar si el sexo de los individuos tutores y el de los modelos afecta el desempeño del aprendizaje, y (4) evaluar la capacidad para aprender a través de la observación de heteroespecíficos. Todos estos estudios nos darán mayor información sobre la capacidad de aprendizaje observacional en colibríes y los potenciales factores que lo favorecen o lo limitan.

LITERATURA CITADA

- Abacus Concepts. 1989. Abacus Concepts, Berkeley.
- Abacus Concepts. 1996. StatView reference. Abacus Concepts, Berkeley.
- Akis C. K. y Zentall, T.R. 1996. Imitative learning in male Japanese quail using the two-action method. *Journal of Comparative Psychology* 110: 316-320.
- Akis C. K. y Zentall, T.R. 1999. Imitation in Japanese quail: The role of demonstrator reinforcement. *Psychonomic Bulletin & Review* 5: 694-697.
- Alsthuler, D.L. y Nunn, A.M. 2001. Observational learning in hummingbirds. *The Auk* 118: 795-799.
- Bugnyar, T. y Kotrschal, K. 2002. Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: is it "tactical" deception? *Animal Behaviour* 64:185-195.
- Campbell, F.M., Heyes, C.M. y Goldsmith, A. 1998. A demonstration of simultaneous stimulus learning and response learning by observation in the European starling using a two-object/two-action method. *Animal Behaviour* 58: 151-158.
- Cartier, P. y Lefebvre, L. 1997. Differences in individual learning between group-foraging and territorial Zenaida Doves. *Behaviour* 133:1197-1207.
- Choleris, E. y Kavaliers, M. 1999. Social learning in animals: sex differences and neurobiological analysis. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 64: 767-776.
- Darby, C. L. y Riopelle, A. J. 1959. Observational learning in the rhesus monkey. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 52: 94-98
- Davey, G. 1981. *Animal learning and conditioning*. Macmillan Education, Ltd., London.
- Dawson, B.V. y Foss, B. M. 1965. Observational learning in budgerigars. *Animal Behaviour* 13, 470-474.
- Des Granges, J.L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *The Living Bird* 17:199-236.
- Dolman, C. S., J. Templeton, y Lefebvre, L. 1996. Mode of foraging competition is related to tutor preference in *Zenaida aurita*. *Journal of Comparative Psychology* 110:45-54.

- Fryday, S. L. y Greig-Smith, P. W. 1994. The effects of social learning on the food choice of the house sparrow (*Passer domesticus*). Behaviour 128: 281-300.
- Galef, B. G., Manzig, L. A. y Field, R. M. 1986. Imitation learning in budgerigars: Dawson and Foss (1965) revised. Behaviour 13: 191-202.
- Galef, B. G. 1988. Imitation in animals: History, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. Paginas 3-28. En: Social learning: psychological and biological perspectives. Zentall, T y Galef, B. (Eds). Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Girledeau, L. A. 1997. The ecology of information use. Paginas 42-68. En: Behavioural ecology. Krebs, J.R. y Davi, N.B. (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific.
- Greenberg, R. 1984. Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *D. pensylvanica*. Journal of Comparative Psychology 98:131-136.
- Greenberg, R. 1989. Neophobia, aversion to open space, and ecological plasticity in Song and Swamp sparrows. Canadian Journal of Zoology 67:1194-1199.
- Harre, R. y Lamb, R. 1991. Etoología y aprendizaje animal. Páidos 104-106.
- Heyes, C. M. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. Biological Review 69:207-231.
- Heyes, C.M. y Galef, B. G. 1996. Social learning in animals: the roots of culture. Academic Press, London.
- Jonhsgard, P.A. 1994. Arena birds: Sexual selection and behavior. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kaiser, D. H., Zentall, T. R. y Galef, B. G. 1997. Can imitation in pigeons be explained by local enhancement together with trial-and-error learning? Psychological Science. 8, 459-460.
- Klopfer, P. H. 1961. Observational learning in birds: The establishment of behavioural modes. Behaviour 17:71-80.
- Kodric-Brown, A. y Brown, J.H. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. Ecology 59:285-296.

- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lefebvre, L., J. Templeton, K. Brown, y Koelle, M. 1997. Carib Grackles imitate conspecific Zenaida Dove tutors. *Behaviour* 134:1003-1017.
- Mason J.R. y Reidinger, R.F. 1982. Observational learning of food aversion in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk* 99:548-554.
- May, D. y Reborada, J.C. 2004. Conspecific and heterospecific social learning in shiny cowbirds. *Animal Behaviour* 70: 1087-1092.
- Michele, R. 1990. Observational learning in fish, birds, and mammals: A classified bibliography spanning over 100 years of research. *Psychological Record* 40: 289-311.
- Moore, R. T. 1939. Habits of the white-eared hummingbird in northern Mexico. *The Auk* 56: 442-445.
- Muenchow. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67: 246-250.
- Nicole, C. J. 1995. The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behavioral Science* 44: 79-98
- Ray, E.D. 1997. Social and associative learning. Unpublished doctoral thesis, University of London, London.
- Sasvári, L. 1979. Observational learning in great, blue, and marsh tits. *Animal Behaviour* 27:767-771.
- Sasvári, L. 1985. Different observational learning capacity in juvenile and adult individuals of congeneric bird species. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:293-304.
- Sasvári, L. y Hegyi, Z. 1998. How mixed-species foraging flocks develop in response to benefits from observational learning. *Animal Behaviour* 55:1461-1469.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). *Paginas* 468-680. En: *Handbook of the birds of the world*, vol. 5. del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. (Eds). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Tsumori, A. 1967. Newly acquired behavior and social interactions of Japanese monkeys. *Paginas* 207-219. En: *Social communication among primates*. Allmann, S.A. (Ed.).

- Chicago: University of Chicago Press.
- Turner, E.R.A. 1965. Social feeding in birds. *Behaviour* 24: 1-46.
- Webster, S. y. Lefebvre, L. 2001. Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour* 62: 23-32.
- Wolf, L.L., Stiles, F.G. y Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45:349-379.
- Zar 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall.
- Zentall, T. R., Sutton, J. y Sherburne, L. M. 1996. True imitative learning in pigeons. *Psychological Science* 7: 343-346.
- Zentall, T.R. y Galef, B.G. 1988. Social learning. *Psychological and biological perspectives*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, NJ.

CARTEL 14. APRENDIZAJE OBSERVACIONAL EN EL COLIBRÍ OREJI-BLANCO (*Hylacharis leucotis*): PRUEBAS EXPERIMENTALES

Juan Manuel González García¹, Carlos Lara² y Robyn Hudson³

¹Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala-UNAM, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta e ³Instituto de Investigaciones Biomédicas-UNAM.

La adopción de nuevos recursos alimenticios puede ser facilitada por la capacidad de aprender a través de la observación de animales alimentándose de ellos. Este comportamiento denominado aprendizaje observacional, aplica a cualquier situación de solución de un problema en el que un animal que ha observado a un individuo experimentado aprende más rápido una conducta, que uno que no lo ha hecho. Los colibríes consumen néctar de las flores de un gran número de especies de plantas, las cuales son muy diversas en morfología y color. Durante sus movimientos locales o migratorios, los colibríes pueden observar los recursos florales utilizados por coespecíficos y heteroespecíficos, lo cual puede modificar sus preferencias de forrajeo. A pesar de la importancia ecológica de explotar nuevos recursos florales a medida que aparecen en el ambiente, se desconoce si los colibríes pueden utilizar el aprendizaje observacional para realizarlo.

El objetivo de esta investigación fue responder a tres preguntas, utilizando al colibrí oreji-blanco (*Hylacharis leucotis*) como modelo de estudio. 1) ¿Aprende el colibrí oreji-blanco a alimentarse de nuevos recursos florales más rápido en presencia de un tutor?, 2) ¿Continúa el uso de un nuevo recurso en ausencia de un tutor?, y 3) ¿Es más importante el aprendizaje observacional en nuevos recursos que en recursos previamente conocidos?

El estudio se llevó a cabo de Enero a Octubre del 2006, en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México. En esta zona, el colibrí oreji-blanco es una especie residente, la cual se alimenta de ocho especies de plantas cuyas flores son particularmente de color rojo, no existiendo recursos florales de colores como el amarillo utilizados por esta especie. Para probar las preguntas planteadas, en una primera prueba se capturaron 20 individuos que fueron introducidos individualmente en jaulas desarmables de campo (61x61x61cm), y fueron enfrentados durante una hora a arreglos florales conformados por ocho flores rojas y ocho flores amarillas. Todas las flores fueron construidas con puntas de micropipetas de 20 µl y las corolas fueron fabricadas con material plástico de color rojo y amarillo. Diez individuos fueron enfrentados a arreglos donde solo las flores rojas tenían néctar y diez individuos enfrentados a arreglos donde solo las amarillas lo poseían. Durante el periodo de observación, se registró el número de visitas, y los tiempos

transcurridos entre cada visita. Los individuos que presentaron un alto desempeño (definido como visitas a sólo las flores recompensadas), se seleccionados como tutores.

En una segunda etapa, 20 individuos (inexpertos) fueron capturados y mantenidos individualmente en jaulas acondicionadas sólo con una percha. Cada jaula fue colocada durante 30 minutos, junto a una jaula conteniendo a un colibrí tutor (experto en visitar flores rojas o amarillas) y un arreglo floral. De esta forma, un individuo inexperto tuvo la posibilidad de observar al tutor visitar las flores recompensadas en un arreglo. Una vez transcurrido el tiempo de observación, se procedió al siguiente tratamiento.

Los individuos que observaron a los tutores (tutores), fueron enfrentados a un arreglo floral recompensado en el mismo color que su tutor. De esta manera, se evaluó a diez individuos con recompensa en las flores rojas y diez recompensados en flores amarillas, siguiendo el mismo protocolo para el registro de los datos.

Los resultados encontrados hasta la fecha indican que los individuos inexpertos mostraron preferencia por las flores rojas recompensadas, ($t=5.33$, $df=9$, $P=0.0005$) pero cuando encontraron néctar en las flores amarillas, empezaron a visitarlas tanto como a las flores rojas ($t=0.57$, $df=9$, $P=0.582$; Figura 1).

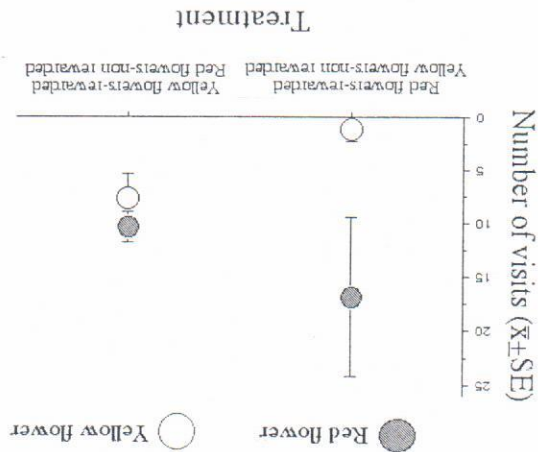
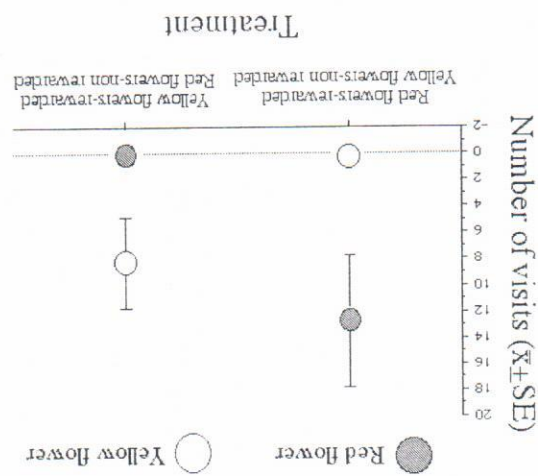


Figura 1. Numero de visitas (media \pm e.e.) realizadas por colibríes inexpertos, a flores de ambos colores en los dos tipos de arreglos.

En los colibríes tutores se encontró que visitaron sólo las flores rojas con recompensa ($t=2.84$, $df=9$, $P=0.019$) y las flores amarillas recompensadas ($t=1.49$, $df=9$, $P=0.032$)

Cuando los colibríes fueron tutorados visitaron flores de ambos colores más rápido que los individuos inexpertos (Logrank-Mantel Cox: $\chi^2=14.53$, $df=3$, $P=0.002$). Con lo anterior podemos concluir que (1) los colibríes inexpertos visitan más rápido y más veces las flores rojas con néctar, que las amarillas con néctar. (2) Cuando descubren la recompensa en las flores amarillas empiezan a visitarla. (3) Los colibríes tutorados aprenden a alimentarse más rápido que los inexpertos, en las flores con néctar de los dos colores, y no visitan las flores que no están recompensadas. (4) El aprendizaje observacional es más importante en nuevos recurso (flores amarillas) que en recursos previamente encontrados (flores rojas).

Figura 2. Numero de visitas (media \pm e.e.) realizadas por colibríes tutorados, a flores de ambos colores en los dos tipos de arreglos.



IV NAOC is organized jointly by the American Ornithologists Union, Association of Field Ornithologists, Sección Mexicana de Consejo Internacional para la Reservación de las Aves, A. C., Cooper Ornithological Society, Raptor Research Foundation, Society of Canadian Ornithologists / Société des Ornithologistes du Canada, Waterbird Society, and Wilson Ornithological Society

CONFERENCE PROGRAM DEL CONGRESO PROGRAMA DEL CONGRESO



October 3-7, 2006 · 3-7 Octubre 2006
Veracruz, México

IV North American Ornithological Conference
IV Congreso Norteamericano de Ornitología

Wings Without Borders
Alas Sin Fronteras

404. Cooper, R. L., Stodola, K. W., Zehnder, C. B., Hunter, M. D.: BIRD PREDATION ON OAK HERBIVORES ALONG AN ENVIRONMENTAL GRADIENT / PEDACION DE LAS AVES SOBRE LOS HERBIVORES DE (*QUERCUS RUBRA*) A LO LARGO DE UN GRADIENTE AMBIENTAL

406. Chavez-Zichinelli, C. A., Schondube, J. E., Herrera, L. G., Rendon, K.: TROPIC LEVEL OF TROGON CTRTEOLUS AND T. ELEGANS IN TROPICAL DRY FOREST OF JALISCO, MEXICO / HABITOS ALIMENTICIOS DE TROGON CTRTEOLUS Y T. ELEGANS EN EL BOSQUE TROPICAL

408. Zayla, C. B., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., Emslie, S.: DIVING BEHAVIOR OF BLUE-FOOTED BOOBIES (*SULA NEBOUXII*) IN NORTHERN PERU IN RELATION TO SEX, BODY SIZE AND PREY TYPE / COMPORTAMIENTO DE ZAMBULLIDA DE (*SULA NEBOUXII*) Y SU RELACION CON EL SEXO, TAMAÑO DEL CUERPO Y TIPO DE PRESA EN EL NORTE DE PERU

410. Patterson, C. J., James, D. A.: FORAGING BEHAVIOR OF SIX SPECIES OF FOREST BIRDS IN OAK-HICKORY FORESTS OF NORTHWESTERN ARKANSAS / EL COMPORTAMIENTO FORAJERO DE SEIS ESPECIES DE AVES SILVESTRES EN LOS BOSQ FORAJERO DE SEIS ESPECIES DE AVES SILVESTRES EN LOS BOSQ

412. Lee, M., Chae, J.: THE EFFECT OF LOAD SIZE AND CONSPEICUS ON HOARDING BEHAVIOR IN BLACK-BILLED MAGPIES / EL EFECTO DEL TAMAÑO DE CARGA Y PRESENCIA DE CONGENERES EN EL COMPORTAMIENTO DE ACOPIO EN LA URACA DE PICO NEGRO

414. Jackson, L. A., Davis, W. E., Jackson, B. J., Jackson, S. B.: CATFISH AS PREY OF GREAT EGRETS AND WOOD STORKS: PREY SIZE, HANDLING TIME, AND FISH DEFENSES / (*AMELURUS NEBULOSUS*) COMO PRESAS DE (*ARDEA ALBA*) Y (*MYCTERIA AMERICANA*): TAMAÑO DE LA PRESA, TIEMPO DE MANEJO Y DEFENSAS DE LOS PECES.

416. Harter, L., Benford, R., Balda, R. P.: IS SEED HANDLING BEHAVIOR OPTIMIZED FOR SOCIAL STATUS IN PINYON JAYS (*GYMNOREHYNUS CYANOCEPHALUS*)? ¿ES EL COMPORTAMIENTO DE MANIPULACIÓN DE SEMILLAS OPTIMIZADO PARA GANAR ESTATUS SOCIAL EN (*GYMNOREHYNUS CYANOCEPHALUS*)?

418. Figueroa, R. A., Martínez, D. R.: TEMPORAL VARIATION OF THE DIET OF RUFOUS-LEGGED OWLS (*STRIX RUFIPES*) IN A VALDIVIAN RAINFOREST, SOUTHERN CHILE / VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA DE BÚHO DE BOSQUE (*STRIX RUFIPES*) EN UN BOSQUE VALDIVIANO, SUR DE CHILE

420. Juan Manuel González García, J. G., Carlos Lara, C. L.: OBSERVATIONAL LEARNING IN THE WHITE-EARED HUMMINGBIRD (*HYLOCHYRUS LEUCOTIS*): EXPERIMENTAL TESTS / APRENDIZAJE OBSERVACIONAL EN EL COLIBRÍ OREJI-BLANCO (*HYLOCHYRUS LEUCOTIS*): PRUEBAS EXPERIMENTALES.

422. Granados, L. B., Rodríguez-Estrella, R.: SEASONAL DIET OF THE BURROWING OWL (*ATHENE CUNICULARIA*) IN EL VIÇCAINO DESERT, BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO / DIETA ESTACIONAL DE LA LECHUCITA DE MADRUGUERAS (*ATHENE CUNICULARIA*) EN EL DESIERTO DE EL VIÇCAINO, BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO.

PS36: General Patterns of Migration

424. Rodríguez-Contreras, Y., Reboán-Gallardo, F.: FURTHER NOTES ON THE GOLDEN CHECKED WARBLER (DENDROICA CHRYSOPARA) MIGRATION ROUTE AND BEHAVIOR / NOTAS RECIENTES SOBRE LA RUTA Y LA CONDUCTA DEL CHIFE CACHETTORADO (DENDROICA CHRYSOPARA) DURANTE LA MIGRACIÓN.

426. Pitt, T. M., Dornenich, R., Fuller, S. M.: ESTIMATING THE TEMPORAL PATTERNS AND LATITUDINAL ORIGINS OF MIGRATING GOLDEN EAGLES USING STABLE ISOTOPE TECHNOLOGY / ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES TEMPORALES Y LOS ORGENES LATITUDINALES DEL AGUILA MIGRATORIA (*AQUILA CHRYSAETOS*) USANDO LA TECNOLOGIA DE ISÓTOPOS ESTABLES.

FRIDAY

380. Lindberg, B.: DO HYBRID FALCONS CAUSE GENETIC POLLUTION? AMONG WILD FALCON POPULATIONS: LA HIBRIDACION DE HALCONES CAUSA CONTAMINACION GENETICA ENTRE SUS POBLACIONES SILVESTRES?

382. McEahan, C. J., Reudink, M. W., Curry, R. L.: MORPHOMETRIC VARIATION AMONG POPULATIONS AND INDIVIDUALS ACROSS THE BLACK CAPPED AND CAROLINA CHICKADEE HYBRID ZONE IN PENNSYLVANIA / VARIACION MORFOMETRICA ENTRE POBLACIONES E INDIVIDUOS A TRAVES DE LA ZONA DE HIBRIDACION ENTRE A LOS CARBONEROS DE GORA OSCURA Y LOS CARBONEROS DE CAROLINA EN PENNSYLVANIA

384. Mito, C. J., Del Lama, S. N.: GENETIC STRUCTURE AND RELATEDNESS IN BRAZILIAN BREEDING COLONIES OF THE ROSEATE SPONBILL (*PLATALEA AJAJA*) AVES: DE PARENTESCO EN COLONIAS BRASELEÑAS DE ESPÁTULA CICONIFORMES), / ESTRUCTURA GENETICA Y RELACIONES CICONIFORMES), (*PLATALEA AJAJA* AVES CICONIFORMES).

386. Ribick, B. G.: FLUCTUATING ASYMMETRY IN COMMON TERNS (*STERNA HIRUNDO*)

388. Gordillo, A., Rebon, F.: MORPHOMETRIC ANALYSIS AND SPECIES LIMITS OF THE CAMPYLOPTERUS CURVIPENNIS-EXCELLENIS-PAMPA COMPLEX IN MEXICO / ANALISIS MORFOMETRICO Y LIMITES DE ESPECIE DEL COMPLEJO CAMPYLOPTERUS CURVIPENNIS-EXCELLENIS-PAMPA EN MEXICO.

390. Availability of food of *ARA MITTARS* in the biosphere reserve Tehuacan-Cuicatlan / Dieta y disponibilidad de alimento de *ARA MITTARS* en la reserva de la biosfera Tehuacan-Cuicatlan.

392. Rodríguez-Contreras, A. M., Arriga Arizumi, M. C.: DIET AND ABILITY OF THE ENDANGERED MARANA SWIFTLET / LA DIETA DE LA DIETA DE *AERODRAMUS BARTSCH*, UNA ESPECIE AMENAZADA

394. López, F., Jerez, L., Sampedro, C., Gutiérrez, R., Ruiz, X.: EGG WEIGHT AS INDICATORS OF FEEDING ECOLOGY IN MEXICAN LITTLE CORMORANTS AND PHEASANT-TAILED CORMORANTS FROM HALEJI LAKE (PAKISTAN) / LOS ACIDOS AMINOS COMO INDICADORES DE LA ECOLOGIA DE ALIMENTACION EN AVES ACUATICAS: EL CORMORAN DE JAVA Y LA CORMORAN COLLAGRA DEL LAGO HALEJI (PAKISTAN)

396. Ball, L. O., Hernández, M. A.: DIET OF NEARctic HUMMINGBIRDS IN COLOMBO BEACH (PATAGONIA ARGENTINA) / DIETA DE HUMMINGBIRDS NEARCTICAS EN PLAYA COLOMBO (PATAGONIA ARGENTINA)

398. Martínez, P., Soto, J.: PRESAS, SELECCION Y SUPERPOSICION DE LAS PRESAS EN LA SELECCION DE SITIOS DE FORAJEO: MOVIMIENTOS SEASONAL EN A HAWAIIAN MAINTENANCE VS. FORAGING MAINTENANCE DE TERRITORIO

399. Martínez, P., Soto, J.: MOVIMIENTOS DE FORAJEO: MOVIMIENTOS SEASONAL EN A HAWAIIAN MAINTENANCE VS. FORAGING MAINTENANCE DE TERRITORIO

Feeds and Foraging Behavior